

祁连山北坡中段森林植被梯度分析及环境解释

王国宏^{1,2} 杨利民¹

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093) (2 甘肃农业大学, 兰州 730070)

摘要 利用梯度分析方法, 对祁连山北坡中段森林植被类型进行了划分, 并探讨了植被空间格局与环境梯度的关系。结果表明: 1) 76 个样方可划分为 9 个群系, 即盐爪爪 (*Kalidium foliatum*) 灌丛、红砂 (*Reaumuria soongorica*) 灌丛、白刺 (*Nitraria tangutorum*) 灌丛、蒙古莠 (*Caryopteris mongolica*) 灌丛、狭叶锦鸡儿 (*Caragana stenophylla*) 灌丛、青海云杉 (*Picea crassifolia*) 林、祁连圆柏 (*Sabina przewalskii*) 林、金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛和鬼箭锦鸡儿 (*Caragana jubata*) 灌丛; 2) 53 个木本植物种类可划分为 5 个生态类型: 即超旱生荒漠类型、山地旱生类型、山地中生类型、山地湿生类型、山地高寒类型; 3) 群落类型及物种生态型的划分主要反映了海拔梯度所决定的水热梯度及坡向和土壤腐殖质变化的内涵; 4) 影响群落物种多度格局的变量中, 环境和空间因子解释了物种多度变化的 23.98%, 其中环境因子占 17.66%, 空间因子占 1.40%, 空间因子和环境因子交互作用解释的部分占 4.92%, 空间因子和环境因子未能解释的部分占 76.02%, 这部分主要反映了群落自身互作及人类活动 (采伐、放牧) 对群落物种多度格局的影响。

关键词 梯度分析 环境 空间 森林群落 祁连山北坡

GRADIENT ANALYSIS AND ENVIRONMENTAL INTERPRETATION OF WOODY PLANT COMMUNITIES IN THE MIDDLE SECTION OF THE NORTHERN SLOPES OF QILIAN MOUNTAIN, GANSU, CHINA

WANG Guo-Hong^{1,2} and YANG Li-Min¹

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

(2 Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070)

Abstract A multivariate analysis of woody plant communities with a 76 × 53 (sites × species) species matrix, 76 × 8 environment matrix and 76 × 2 spatial coordinates surveyed in the mid-section of northern slopes of Qilian mountain is presented. The results show: 1) nine communities (9 formations consisting of 17 associations) are identified from the 76 plots (*Kalidium foliatum* shrubland, *Reaumuria soongorica* shrub, *Nitraria tangutorum* shrubland, *Caryopteris mongolica* shrubland, *Caragana stenophylla* shrubland, *Caragana jubata* shrubland, *Potentilla fruticosa* shrubland, *Sabina przewalskii* forest, and *Picea crassifolia* forest; 2) fifty-three woody plant species are classified into 5 eco-types: hyper-desert, montane dry, montane intermediate, montane wet, and montane cold types; 3) the species abundance of woody plant communities explained by environmental and spatial variations reaches 23.98%; among these the species matrix explained by non-spatial environmental variation accounts for up to 17.66% of variation, spatial variation that is not shared by environmental variation explains up to 1.40%, spatial structured environmental variation up to 4.92% and 76.02% of undetermined variation remains due to biological and random factors.

Key words Gradient analysis, Environmental variation, Spatial variation, Forest communities, Northern slopes of Qilian mountain

植物群落的间接梯度分析是通过植物种及群落自身特征对环境响应的分析, 求得群落一定环境

收稿日期: 2001-03-13 接受日期: 2001-05-13

基金项目: 国家重大基础研究规划项目 (G199904340), 国家自然科学基金重点项目 (39630250) 和中国科学院知识创新工程项目 (KSCX2-1-07)

E-mail: ghwanguq@ns. jbcas. ac. cn

梯度上的排序与分类(Chang & Gauch, 1986)。随着排序方法的日臻完善,梯度分析不仅把样方和物种信息在排序空间中进行定量地表达(张金屯, 1995),而且可以把影响植被动态的各种因子进行定量地分离,从而更全面更深入地诠释植被与环境的关系(Legendre & Fortin, 1989; Borcard *et al.*, 1992)。梯度分析在植被与环境关系研究中已得到了广泛的应用(Diekmann *et al.*, 1999; 辛晓平等, 1999; Abd El-Ghani, 2000; 沈泽昊等, 2000)。

生物群落的空间异质性是一个普遍现象。对于空间异质性的解释,环境决定论者认为,环境变化是影响物种格局的主要根源;生物决定论者认为生物之间的互作是构造群落结构分异的动力(May, 1984)。显然,无论是环境控制论还是生物决定论,均是以一种因子(环境或生物)去解释生物群落物种格局的变化。随着对自然群落认识的不断深入,自然群落的变化格局取决于各种综合因素作用的观点逐步形成(Quinn & Dunham, 1983)并为广大学者所接受(Borcard *et al.*, 1992; 辛晓平等, 1999)。Borcard 等(1992)借助典范对应分析的排序方法,设计了一套分离环境变量和空间变量对物种多度变量影响的方法,结果使各个因子对群落物种格局的相对贡献得到了定量的表达。

祁连山北坡地处青藏高原和蒙古高原的过渡地带,植被科学的研究最早可追溯到 19 世纪末外国学者一些先驱性的植物标本的采集和鉴定工作(Maximowicz, 1889)。然而,真正意义上的植被研究始于 20 世纪 50 年代。此后,我国学者相继开展了本区域植被生态的研究(Teng, 1947; 陈庆诚, 1966; 张耀甲等, 1958; 吴征镒, 1980; 王国宏等, 1995; 1997; 黄大桑, 1997),为祁连山北坡植被研究积累了丰富的资料。然而,纵观本区植被生态研究工作,以前的研究多为描述性的,森林植物群落分布格局及其与环境梯度的量化分析尚未见报道。祁连山北坡中段地区发育的森林植被具有涵养水源的重大生态功能,当地群众把祁连山北坡的森林植被称为“命根子”。为保护珍贵的森林资源,国家和甘肃省政府于 20 世纪 80 年代初相继设立了国家级自然保护区和祁连山水源林研究所,并开展了森林保护工作和以森林水文为特色的科学研究工作,经过几十年科学研究积累,已取得了大量的研究成果(魏克勤, 1990; 车克钧等, 1998),特别是祁连山北坡中段地区海拔梯度上气象数据的观测有了长期积累,为探讨植被环境关系提供了极有价值的数据。本文以祁连山北

坡中段海拔梯度上森林植被为研究对象,利用梯度分析方法,试图就森林植物群落类型及其在环境梯度上的分布格局进行探讨,并对影响植被格局的环境、空间因子进行定量地分离,为祁连山北坡地区森林植被的重建和管理工作提供理论依据。

1 基本概况

研究区域位于甘肃省张掖市祁连山国家级自然保护区境内,地理坐标 99°31' E, 38°14' N。样区宽约 10 km,纵深长约 70 km,海拔高程范围 1500~3700 m。地貌组合包括祁连山北坡山地及其山前冲击扇荒漠,在中国气候区划分中,分别属于高原亚寒带半干旱区和中温带干旱区。

祁连山北坡俯瞰河西荒漠,气候条件既具高原气候特征又受荒漠气候的深刻影响。海拔由低到高呈现干旱大陆性气候向半干旱至半湿润的山地气候过渡的特征。年均温度 6 °C(张掖, alt. 1500 m)至 5.4 °C(寺大隆, alt. 3800 m);降水集中,5~9 月占年降水量的 89.2%,随着海拔升高,降水量逐渐增加,年均降水量 129.7 mm(张掖, alt. 1500 m)至 690.26 mm(寺大隆, alt. 3800 m)。本地区植被以荒漠灌丛为基带,在中高海拔地带斑块状分布着寒温性针叶纯林,高海拔地带以高山灌丛为主。本地区生态地理背景详见有关文献(王国宏等, 2001)。

2 研究方法

2.1 样地调查

在样区内海拔 1500~3700 m 的范围内,采用机械取样方法,以 100 m 海拔高程为间隔,在不同生境(主要是坡向、坡位和坡形)和不同的木本植物群落设样地。取样面积为 400 m²(该取样强度可以包括本区特定生境和植物群落的全部乔木物种和 90%以上的灌木物种),每个样地划分为 4 个 100 m²的样方。样方调查的物种数据包括多度、高度、盖度;环境数据包括海拔、坡向、坡度、土壤腐殖质层厚度、坡位、坡形因子;样地年均降雨量数据利用张掖祁连山水源林研究所不同海拔气象哨(站)气象观测资料(1984~1995)赋值(车克钧等, 1998)。年均温度以寺大隆气象站观测值(海拔 2600 m, 年均温度 0.6 °C)按海拔每升高 100 m,温度降低 0.55 °C推算。记录样地与附近县、乡、村及明显地理参照物的距离及方位。共调查 76 块临时样地,记录到乔木树

种 4 种,灌木树种 49 种,分别占样区乔、灌木物种总数的 100%、94%¹⁾。野外工作于 1998~1999 年 7~9 月进行。

2.2 数据处理

以重要值($IV = \text{相对盖度} + \text{相对高度} + \text{相对多度}$)作为样地物种信息。环境变量定性指标予以数据赋值(赋值方法为:坡向:北坡 4,西北坡 3,东北坡 2,南坡 1;坡位:上 1,中 2,下 3;地形:谷地 1,坡地 2,山脊 3)。样方空间坐标的确定方法:在 1:1 万的地形图上把取样区域(10 km × 70 km)划分为 50 m × 50 m 的方格,标定主要的行政及自然参照物,根据样方记录,把全部样地复原到方格图上,以样地所在方格右上顶点坐标作为样方的空间数据。利用 Excel 软件建立了样地物种 x_{ij} 、环境变量 x_{jk} 和空间变量 x_{il} 的数据库。利用 Cornell 生态学软件完成样方的双向指示种分析(TWINSPAN);利用 CANOCO 软件(Version 3.10)完成样方物种信息的去势典范对应分析(DCCA)和环境、空间变量分离。排序分析中除物种重要值进行了对数转换($y' = \ln(y + 1)$)外,其它均接受缺省方式。

3 结果与讨论

3.1 样方的 TWINSPAN 分类

TWINSPAN 是以二歧式的分割划分群落类型,可以同时进行样方和种类分类。图 1 是样方分类的树状图,图 1 中标出了各分类水平的正负指示种(每一个二歧划分上方为正指示种,下方为负指示种)。如图 1 所示,第一级分类水平上,祁连山北坡中段木本植物群落 76 个样方被划分为山地类型(D_2 ,海拔 2300~3700 m)和山前冲击扇荒漠类型(D_3 ,海拔 1500~2150 m)两大类,第二级分类水平上,山地群落(D_2)又进一步划分为山地旱生类型和山地阴湿类型两大类,前者包括以狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)为优势种的阳山坡旱生灌木群落;后者包括以青海云杉(*Picea crassifolia*)、祁连圆柏(*Sabina przewalskii*)为建群种的寒温性针叶林、阴湿山坡灌丛及高山灌丛。山前冲击扇荒漠灌丛群落(D_3)又进一步划分为白刺(*Nitraria tangutorum*) + 怪柳(*Tamarix ramosissima*)灌丛和盐爪爪(*Kalidium foliatum*) + 红砂(*Reaumuria soogorica*)灌丛。经过 6 个水平的分类,76 个样方被划分为 17 个群落类型,相当于植被分类系统中的群系以下水平。TWINSPAN

分类虽然是依据样方物种构成信息进行的,由于特定样方的物种构成式样均与特定的生境类型相对应,因此,分类结果能反映出重要的环境梯度(张金屯,1995)。祁连山北坡中段地区 76 个木本植物群落样方的第一级分类,主要是根据海拔高度所决定的垂直水热梯度进行划分的。划分结果首先把生态习性迥然不同的山地类型和荒漠类型区分开来。在第二级分类水平上,山前冲击扇荒漠灌丛(D_3 ,海拔 1500~2150 m)的划分把生长在两种不同土壤基质上的灌木群落区分开来,它们分别是生长在半固定沙地上的白刺灌丛和生长在砾石戈壁荒漠上的红砂、盐爪爪灌丛。砾石戈壁荒漠灌丛的进一步划分,区分出了合头草(*Sympegma regelii*)灌丛、红砂、盐爪爪灌丛和盐爪爪单优灌丛,反映了在相对一致的水热和土壤基质条件下,不同荒漠植物群丛镶嵌分布的格局,并映射出局部生境的异质性。山地类型的(D_2 ,海拔 2300~3700 m)进一步划分中所反映的生态意义兼有海拔梯度和地形因子变化的内涵。 D_2 的分类把中低海拔阳山坡的旱生灌木与中海拔阴湿灌丛、寒温性针叶林和高山灌丛区分开来。旱生灌木群落的进一步划分主要反映了海拔梯度的变化和土壤基质的差异。狭叶锦鸡儿 + 甘蒙锦鸡儿(*Caragana opulens*)灌丛分布于山地森林群落最下限的黄土基座上,在 D_3 的划分中首先区分出来。 D_2 的进一步划分中,把分布于石质阳山坡的蒙古莢(*Carayopteris mongolica*) + 灌木状小甘菊(*Cancrinia maximowiczii*)灌丛与土质阳山坡狭叶锦鸡儿区分开来。 D_4 的分类首先反映了海拔高程的内涵,中海拔地带的灌木青海云杉林和中高海拔地带的祁连圆柏林及高山灌丛之间有了清晰的划分。中海拔阴湿灌丛和寒温性针叶林均分布于阴坡和半阴坡,青海云杉林主要占据阴坡的中上坡部位,沟谷及林缘为金露梅(*Potentilla fruticosa*)和银露梅(*Potentilla davurica*)灌丛所占据,各个群落类型在 D_3 的划分中均得到了表达。中高海拔地带,祁连圆柏林分布于阳坡、半阳坡,青海云杉林已到了其垂直分布的上限,树冠层稀疏,林下鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)和北极果(*Arctous alpinus*)灌丛得到了充分的发育。在海拔 3300~3700 m 的范围内,阴坡地貌显露,岩石林立,风化流石滩遍布,植被稀疏;阳坡则为密集的金露梅和鬼箭锦鸡儿灌丛占据。 D_5 的后续划分中,中高海拔地带不同生境的灌丛群落均有了清晰的归类。通过以上

1) 根据《祁连山北坡种子植物名录》(油印本,1995)计算。

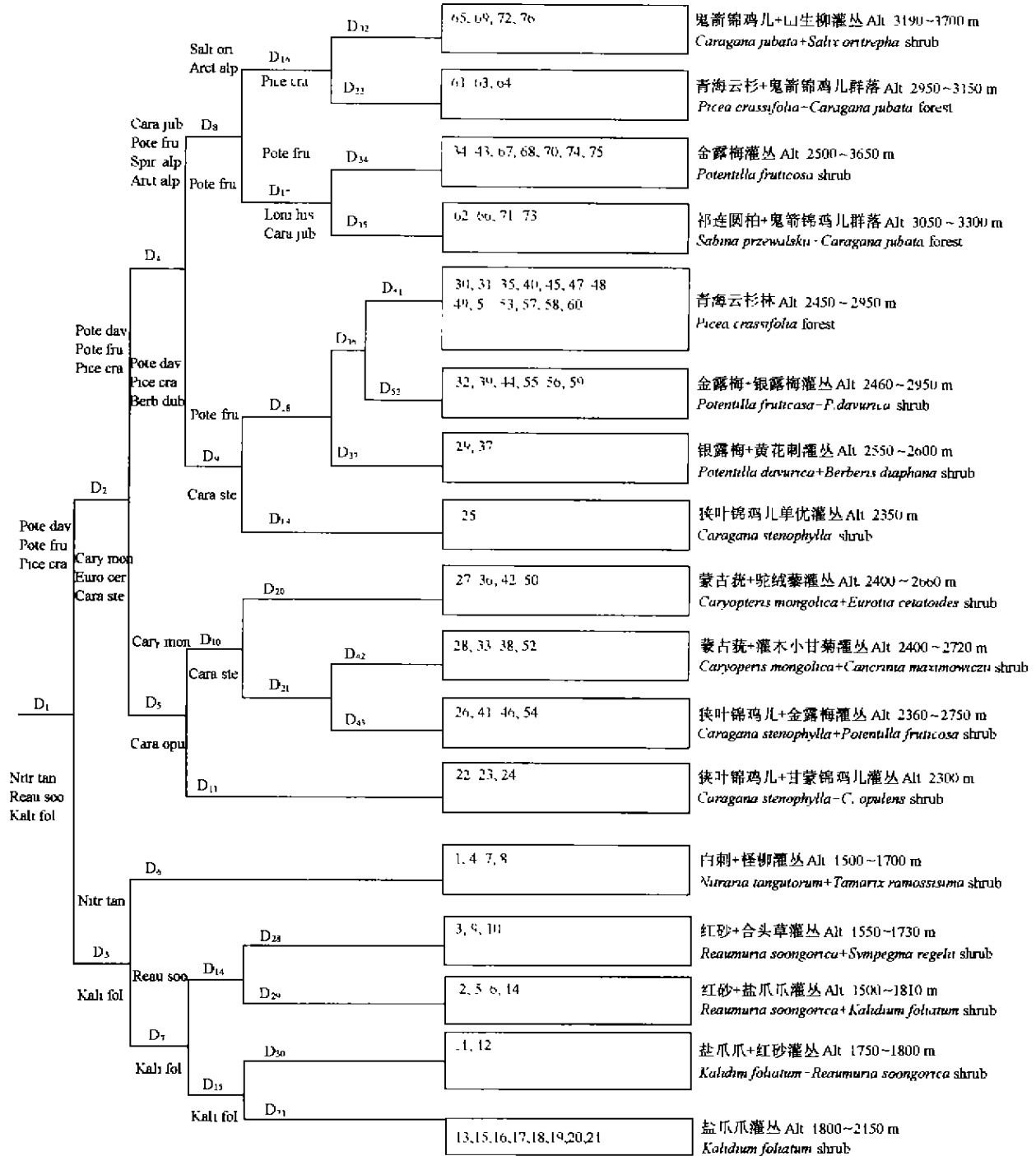


图 1 样方的 TWINSpan 分类树状图

Fig. 1 TWINSpan analysis of the plots and species data expressed as a dendrogram, showing hierarchical subdivisions of the data set

图中每一次分类用 D 分类序列号表示, 上方的物种表示正指示种, 下方表示负指示种, 方框中的数字表示划归为同一类型的样方号 Sample groups distinguished at each level are shown D sequence division, together with the eventual indicator pseudospecies for each division as well as the plots number enclosed in the pane

Arct alp: 北极果 *Arctous alpinus* Berb dub: 置疑小檗 *Berberis dubia* Cara ste: 狭叶锦鸡儿 *Caragana stenophylla* Cara jub: 鬼箭锦鸡儿 *Caragana jubata* Cary mon: 蒙古莠 *Caryopteris mongolica* Cara opu: 甘蒙锦鸡儿 *Caragana opulens* Euro cer: 驼绒藜 *Eurotia ceratoides*
 Kali fol: 盐爪爪 *Kalidium foliatum* Loni his: 刚毛忍冬 *Lonicera hispidula* Nitr tan: 白刺 *Nitraria tangutorum* Pote fru: 金露梅 *Potentilla fruticosa* Pice cra: 青海云杉 *Picea crassifolia* Pote dav: 银露梅 *Potentilla davurica* Reau soo: 红砂 *Reaumuria soongorica* Sal ort: 山生柳 *Salix ortrepha* Spir alp: 高山绣线菊 *Spiraea alpina*

分析看出, TWINSpan 分类的各个环节均有特定的生态意义。树状分类图所示, 自下而上, 海拔由低到高, 反映了干热到湿冷的生态梯度。此外, 在所涉及的本植物种类中, 金露梅生态幅度最广, 其垂直分布跨越了中低海拔地带的暖干生境、中海拔暖湿生境和高海拔地带的冷湿生境。

3.2 样方及物种的 DCCA 排序分析

DCCA 排序是把多维空间的信息, 在尽可能减少信息损失的前提下, 通过降低维数, 把植物与环境的关系在低维空间得以表达(张金屯, 1995)。从祁连山北坡中段森林植物群落的 DCCA 排序结果看(表 1), 前 4 个排序轴特征值占总特征值的 85.4%, 说明排序效果良好。各环境因子与 DCCA 第一轴均存在着显著的相关关系, 它主要刻画了与海拔梯度相关变化的水、热生态梯度, 并伴随着地形和土壤因子的相应变化。DCCA 第二轴主要反映海拔和年均温

度变化。综合 DCCA 第一、二轴的生态意义, 在 DCCA 二维排序空间中(图 2, 3), 海拔-水-热梯度变化方向是自左下至右上, 海拔逐渐升高, 降雨量增加, 温度降低, 坡度变陡; 坡向、坡位和坡形的变化与 DCCA 第一轴方向一致, 土壤腐殖质厚度自左上至右下逐渐增加。

根据样方在 DCCA 二维排序空间中的散布格局(图 2), 76 个样方可划分为 9 个群落类型, 该划分与 TWINSpan 第四级分类水平上的划分结果一致, 划分等级相当于群系水平。9 个群系分别是盐爪爪灌丛、红砂灌丛、白刺灌丛、蒙古莜灌丛、狭叶锦鸡儿灌丛、青海云杉林、祁连圆柏林、金露梅灌丛和鬼箭锦鸡儿灌丛。图 1、2 中可以看出, TWINSpan 等级分类与 DCCA 连续排序之间吻合较好。但在 DCCA 排序空间中, 植物群落与环境因子的关系变得更加直接明了。与 DCCA 第一轴所代表的生态梯度

表 1 DCCA 排序环境因子与排序轴之间的相关系数及特征值

Table 1 Correlations of environmental variables with the first four axes of DCCA as well as their eigenvalues

	海拔 Altitude	坡位 Location	坡向 Slope aspect	坡度 Slope gradient	地形 Topography	年均温度 Mean temperature	年均降雨 Mean precipitation	土壤腐殖质 Humus	特征值 Eigenvalues
AX1	0.8452**	-0.7235**	0.6032**	0.7370**	0.6053**	-0.8321**	0.8722**	0.5845**	0.982
AX2	0.4225*	-0.1151	-0.0358	0.2851	0.0253	-0.4206*	0.2946	-0.1510	0.655
AX3	-0.3376	0.2055	-0.1556	-0.2859	-0.2396	0.3480	-0.3275	-0.1223	0.498
AX4	0.1148	0.0619	-0.2307	-0.0143	0.0311	-0.0839	0.1159	-0.1356	0.378

** $p < 0.01$ * $p < 0.05$

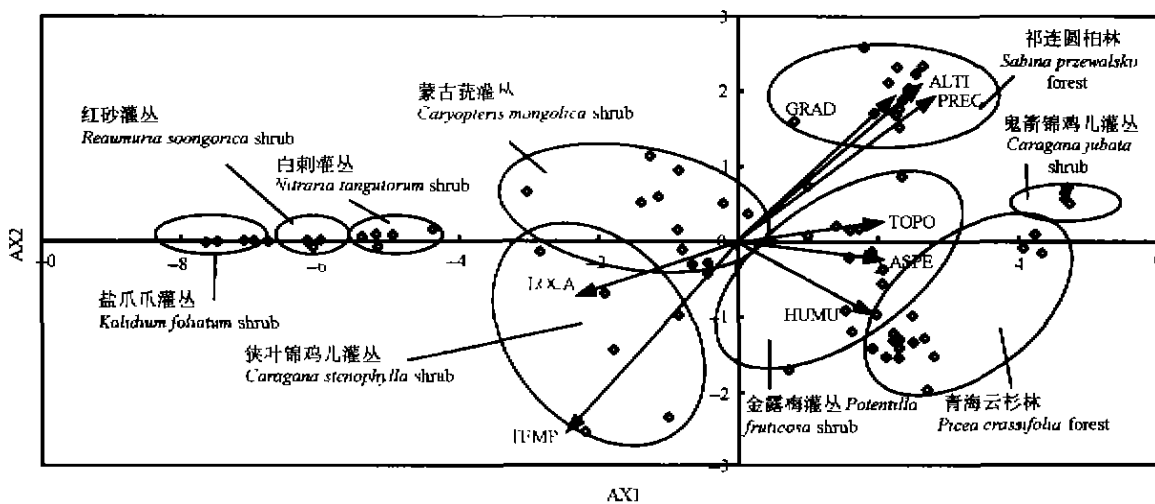


图 2 植物群落样方的 DCCA 二维排序

Fig. 2 A two-dimensional scatter plot of DCCA ordination for woody plant communities

ALTI; 海拔 Altitude LOCA; 坡位 Location ASPE; 坡向 Slope aspect TOPO; 地形 Topography TEMP; 年均温度 Annual mean temperature HUMU; 土壤腐殖质 Humus PREC; 年均降雨 Annual mean precipitation GRAD; 坡度 Slope gradient

图 3 同 图 2

相对应,从左到右,依次出现了盐爪爪、红砂、白刺荒漠灌丛,狭叶锦鸡儿、蒙古莜灌丛,金露梅灌丛,青海云杉和祁连圆柏寒温性针叶林以及鬼箭锦鸡儿高山灌丛等生态习性各异的植被系列。在 DCCA 第二轴的环境梯度上,山地各群落之间的生态关系得到了进一步的刻画。中低山坡干旱灌丛中,狭叶锦鸡儿灌丛分布海拔较低,生境较干旱,土壤腐殖质较厚;蒙古莜-灌木小甘菊灌丛海拔较高,坡度更陡,土壤腐殖质层较薄。青海云杉林的分布主要受制于坡向和海拔的影响,中海拔地带土壤腐殖质层深厚的山地阴坡是其主要的适生生境;相反,祁连圆柏林生境海拔较高,坡向偏阳,坡度较陡。鬼箭锦鸡儿灌丛局限分布于高海拔冷湿山坡。在 DCCA 第二轴的环境梯度上,荒漠灌丛各群落没有明显的分化。

根据物种在 DCCA 排序空间上的散布格局,结合各排序轴所代表的生态意义,53 个树种可以划分为 5 种生态类型(图 3):1) 超旱生荒漠类型,主要分布于山前冲击扇荒漠,位于排序图的最左端。共有 8

种,代表性植物有红砂、白刺、盐爪爪;2) 山地旱生类型,主要分布于中海拔山地阳山坡,位于排序图的中部。共有 13 种,代表性植物有灌木状小甘菊、狭叶锦鸡儿、蒙古莜;3) 山地中生类型,主要分布于中海拔地带阴坡,位于排序图的右下方,共有 21 种,代表性植物有青海云杉、银露梅、水栒子(*Cotoneaster multiflorus*);4) 山地湿生类型,分布于高海拔阳坡,位于排序图的右上方。共有 8 种,代表性植物有祁连圆柏、金露梅、窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*);5) 山地高寒类型,3 种,代表植物为鬼箭锦鸡儿。

3.3 环境变量对群落物种多度格局影响的定量分离

按照 Borcard 等(1992)的方法论,环境变量对群落物种多度格局影响的定量分离过程由 4 个步骤完成:1)环境约束下样方物种多度的典范对应分析;2)空间约束下物种多度的典范对应分析;3)剔除空间影响后环境约束下样方物种多度的典范对应分析;4)剔除环境影响后空间约束下样方物种多度的典范对应分析。结果表明影响群落物种多度变异的

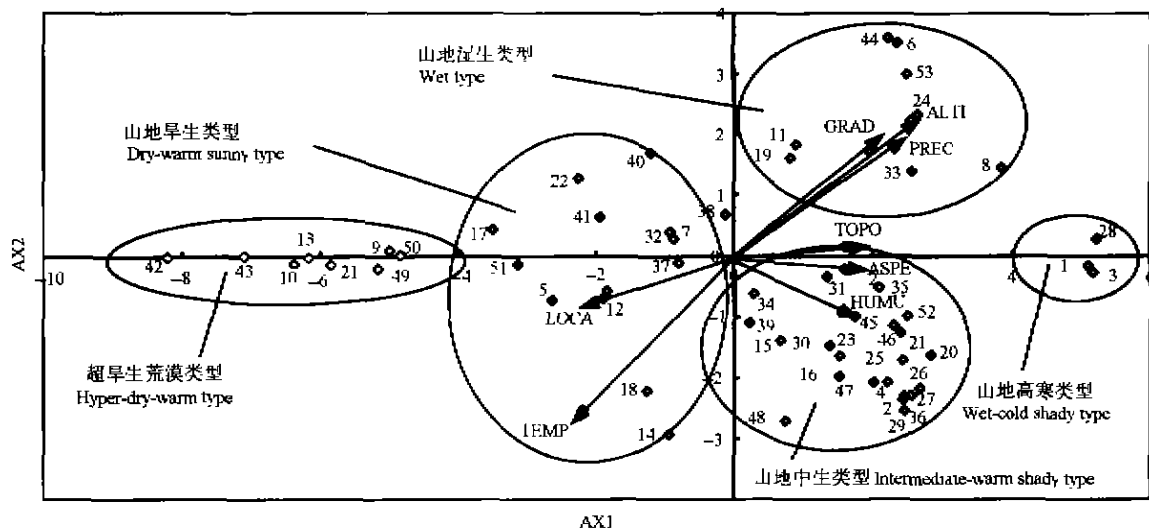


图 3 物种的 DCCA 二维排序

Fig. 3 A two-dimensional scatter plot of DCCA ordination for woody plant species

- 1 北极果 *Arctous alpinus* 2 冰川茶藨子 *Ribes glaciale* 3 川滇柳 *Salix rehderiana* 4 粗齿铁线莲 *Clematis montana* 5 甘青铁线莲 *C. tungutica* 6 刚毛忍冬 *Lonicera hispidula* 7 灌木蒿 *Artemisia dalailamiae* 8 鬼箭锦鸡儿 *Caragana jubata* 9 台头草 *Sympegma regelii* 10 黑果枸杞 *Lycium ruthenicum* 11 红花忍冬 *Lonicera syringantha* 12 红花岩黄耆 *Hedysorum multijugum* 13 红砂 *Reaumuria soongorica* 14 甘蒙锦鸡儿 *Caragana upuleus* 15 黄花刺 *Berberis diaphana* 16 黄蔷薇 *Rosa rugosa* 17 灰木紫菀 *Aster-othamnus ventralasiaticus* 18 芨芨草 *Achnatherum splendens* 19 金露梅 *Potentilla fruticosa* 20 陇塞忍冬 *Lonicera tangutica* 21 骆驼刺 *Alhagi sparsifolia* 22 蒙古莜 *Caryopteris mongolica* 23 爬地柏 *Subina vulgaris* 24 祁连圆柏 *Sabina przewalskii* 25 秦岭小檗 *Berberis circumserrata* 26 青海云杉 *Picea crassifolia* 27 山刺玫 *Rosa davurica* 28 山生柳 *Salix oritrepha* 29 山杨 *Populus davidiana* 30 水栒子 *Cotoneaster multiflorus* 31 天山花楸 *Sorbus tianshanensis* 32 驼绒藜 *Eurotia ceratoides* 33 五裂茶藨子 *Ribes meyeri* 34 西北栒子 *Cotoneaster zabelii* 35 细枝绣线菊 *Spiraea rosthornii* 36 细枝栒子 *Cotoneaster submultiflorus* 37 狭叶锦鸡儿 *Caragana stenophylla* 38 小叶锦鸡儿 *Caragana microphylla* 39 小叶忍冬 *Lonicera macrophylla* 40 小叶鼠李 *Rhamnus parvifolia* 41 灌木小甘菊 *Cancerinus maximowiczii* 42 细枝盐爪爪 *Kalidium gracile* 43 盐爪爪 *K. foliatum* 44 窄叶鲜卑花 *Sibiraea angustata* 45 置疑小檗 *Berberis dubia* 46 灰栒子 *Cotoneaster uclifolius* 47 甘青锦鸡儿 *Caragana tangutica* 48 小叶金露梅 *Potentilla parvifolia* 49 怪柳 *Tamarix ramossissima* 50 白刺 *Nitraria tangutorum* 51 青蒿 *Artemisia dalailamiae* 52 银露梅 *Potentilla davurica* 53 高山绣线菊 *Spiraea alpina*

因子可以分离成以下几个部分:a 环境因子独立作用于群落物种多度变化的部分;b 空间因子和环境因子交互作用的部分;c 空间因子独立作用于物种多度变异的部分;d 空间因子和环境因子不能解释的物种多度变化部分,这部分实际上反映了包括生物之间的互动、外力扰动及群落的发育阶段等因素对群落物种多度格局的影响程度。

祁连山北坡中段森林植被环境空间变量对群落物种多度格局影响的定量分离结果表明(表 2):植被格局环境因子解释的部分占 17.66%,植被格局空间因子解释的部分占 1.40%,植被格局被空间因子和环境因子交互作用解释的部分占 4.92%,空间因子和环境因子未能解释的部分占 76.02%。

上述分离结果,环境和空间因子解释了物种多度变异的 23.98%,76.02%的物种多度变异信息受制于其它因子的控制,其中包括一些未被涉及的因子或随机因子的影响(Borcard *et al.*, 1992),并与取样强度、植被的复杂程度、环境变量的选取有关(沈泽昊等, 2000)。就祁连山北坡中段森林植被环境空间变量对群落物种多度格局影响的定量分离结果而言,一方面所涉及的环境空间因子在数量或属性上可能仅反映了实际作用于植物群落全部环境和空间因子中的一部分;另一方面,生物之间的互动以及人类活动等对祁连山北坡森林植被物种格局可能形成了干扰,使其偏离了自然生态所框定的轨道。祁连山国家级自然保护区正式成立于 1988 年,此前则经历了长达百年的采伐,森林植被已遭到了严重的破坏

(魏克勤, 1990)。研究表明,扰动对生态系统造成的影响是深远的(White & Jentsch, 2001)。特别地,历史时期森林破坏后,随着土地利用方式的改变,土壤养分状况和土壤结构也发生了相应的变化,恢复后森林物种的质量(这里指原始状态植物区系的恢复)往往较低,很难重建和恢复其固有的森林物种区系及其丰富度(Honnay *et al.*, 1999; Koerner *et al.*, 1997)。此外,扰动后植物种类扩散和定居能力也会对森林的恢复进程造成影响(Michelle & Westoby, 1992)。我们在调查中发现,青海云杉种子传播能力较强,采伐迹地天然更新良好(14 株/100 m²)。祁连山圆柏种子不具飞翔能力,种子传播范围小,天然更新困难。如在 50 多年前的火烧迹地上,更新苗仅 3 株/100 m²,如果不采取人工强化措施,祁连山圆柏林在经历扰动后很难恢复。

辛晓平等(1999)对松嫩平原碱化草地群落物种多度分布与环境、空间关系研究中,环境和空间因子解释了物种信息的 80%,生物互动和随机因素对物种信息的影响占 20%。应该注意到,与该结论相伴随的是其植物群落类型均为碱化草地,研究区受人为干扰较轻,研究物种的生活型是草本植物,即便是存在扰动后,草本植物的恢复周期也较短,与本文的结论相对应,祁连山北坡中段地区有近百年的森林采伐史,植被类型复杂,研究的物种均为木本植物,特定扰动后恢复周期长,扰动对物种格局无疑会造成深远的影响。

表 2 植被格局的环境和空间解释

Table 2 The result of environmental and spatial interpretation of forest community

物种矩阵对应分析总特征值	The sum of all eigenvalues of a correspondence analysis of the species matrix	13.0316
环境变量约束的物种典范特征值	The sum of all canonical eigenvalues of the species matrix constrained by the environmental matrix	2.943
空间变量约束的物种典范特征值	The sum of all canonical eigenvalues of the species matrix constrained by the spatial matrix	0.809
去除空间变量后环境变量约束的物种典范特征值	The sum of all canonical eigenvalues of the species matrix constrained by the environmental matrix after removing the effect of spatial matrix	2.302
去除环境变量后空间变量约束的物种典范特征值	The sum of all canonical eigenvalues of the species matrix constrained by the spatial matrix after removing the effect of the environmental matrix	0.182
植被格局环境因子解释的部分	The species matrix explained by non spatial environmental variation	17.66%
植被格局空间因子解释的部分	The species matrix explained by spatial variation that is not shared by environmental variation	1.40%
植被格局被空间因子和环境因子交互作用解释的部分	The species matrix explained by spatial structured environmental variation	4.92%
空间因子和环境因子未能解释的部分	The species matrix unexplained by both spatial and environmental variation	76.02%

4 结 语

在 TWINSpan 6 级分类水平上, 76 个样方被划分为 17 个群落类型。在 DCCA 排序图上, 根据样方的聚散格局可以归为 9 个群系, 该划分与 TWINSpan 的第四级分类的结果相当, 9 个群系均可赋予明确的生态内涵。此外, 群落类型的散布式样与环境空间的生态梯度格局吻合较好, 在影响群落物种多度信息的因子分离中, 环境因子占绝大多数可解释部分的比例亦印证这一点。

物种多度变异的因子分解结果表明, 近百年祁连山北坡地区人类活动(主要是采伐)对森林植被物种格局已造成了深刻的影响。加强现有森林植被的保护, 特别注重人工辅助自然更新的工作, 是祁连山北坡森林植被恢复与重建所面临的一项十分紧迫的战略任务。

参 考 文 献

- Abd El-Ghani, M. M. 2000. Vegetation composition of Egyptian inland saltmarshes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **41**: 305~314.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**: 1045~1055.
- Chang, D. H. S. & H. G. Gauch. 1986. Multivariate analysis of plant communities and environmental factors in Ngari, Tibet. *Ecology*, **67**: 1568~1575.
- Che, K. J. (车克钧), H. E. Fu (傅辉恩) & J. Y. Wang (王金叶). 1998. Study on the structure and function of forest in Qilianshan Mountain. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **34**: 29~37. (in Chinese)
- Chen, Q. C. (陈庆诚). 1966. Observations on the morphology and ecology of some alpine plant in the eastern section of the northern Qilianshan mountain, Gansu, China. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*. Beijing: Science Press. 39~64. (in Chinese)
- Diekmann, M., O. Eilertsen, E. Fremstad, J. E. Lawesson & E. Ande. 1999. Beech forest communities in the Nordic countries: a multivariate analysis. *Plant Ecology*, **140**: 203~220.
- Huang, D. S. (黄大桑). 1997. Gansu vegetation. Lanzhou: Gansu Science and Technology Press. (in Chinese)
- Honnay, O., M. Hermy & P. Coppin. 1999. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness: and implications for conservation and reforestation. *Biological Conservation*, **87**: 73~84.
- Koerner, W., J. L. Kupouey & E. Benoit. 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, **85**: 351~358.
- Legendre, P. & M. J. Fortin. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**: 107~138.
- Maximowicz, C. J. 1889. *Flora tangutica*. Petropoli: Typis Academiae Imperialis Scientiarum Petropoltanae.
- May, R. M. 1984. An overview: real and apparent patterns in community structures. In: Strong, D. R. ed. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*. Princeton: Princeton University Press. 3~16.
- Michelle, R. L. & M. Westoby. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits—evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology*, **80**: 417~424.
- Quinn, J. F. & A. E. Dunham. 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. *American Naturalist*, **122**: 602~617.
- Shen, Z. H. (沈泽昊), X. S. Zhang (张新时) & Y. X. Jin (金义兴). 2000. Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**: 430~435. (in Chinese)
- Teng, S. C. 1947. The forest regions of Kansu and their ecological aspects. *Botanical Bulletin Academia Sinica*, **1**: 187~200.
- Wang, G. H. (王国宏) & Y. S. Lian (廉永善). 1997. An analysis on the flora and geography of Gymnosperm from Gansu province. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **17**: 399~404. (in Chinese)
- Wang, G. H. (王国宏), K. J. Che (车克钧) & J. Y. Wang (王金叶). 1995. A study on the flora of the northern slope of Qilianshan mountain. *Journal of Gansu Agricultural University* (甘肃农业大学学报), **30**: 249~255. (in Chinese)
- Wang, G. H. (王国宏), J. Z. Ren (任继周) & Z. H. Zhang (张自和). 2001. A study on the population diversity of plant community in Hexi mountain-oasis-desert area. I. General features. *Acta Pratacultrae Sinicae* (草业学报), **10**: 1~11. (in Chinese)
- Wei, K. Q. (魏克勤). 1990. The conservation of forest in the northern slope of Qilianshan Mountain. *Journal of Lanzhou University* (兰州大学学报), **26**: 2~8. (in Chinese)
- White, P. S. & A. Jentsch. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. In: Bochum, K. E., U. L. Darmstadt, J. W. K. Mainz & W. B. Bielefeld eds. *Progress in botany*. Berlin: Springer. 399~450.
- Wu, Z. Y. (吴征镒). 1980. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- Xin, X. P. (辛晓平), Q. Gao (高琼), Z. Q. Li (李镇清) & Z. Y. Yang (杨正宇). 1999. Partitioning the spatial and environmental variations of plant community structure of alkaline grassland on Songnen plain. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**: 775~781. (in Chinese)
- Zhang, J. T. (张金屯). 1995. *Methods of quantitative vegetation ecology*. Beijing: Chinese Science and Technology Press. (in Chinese)
- Zhang, Y. J. (张耀甲) & M. S. Li (李明世). 1958. A survey on the saline plant in the north-west of China. *Journal of Lanzhou University* (兰州大学学报), **1**: 4~24. (in Chinese)

责任编辑: 周玉荣